

Ízeltlábúak személyiségjegyekkel

GYURIS ENIKŐ^{1,2}

¹Debreceni Egyetem, MTA Lendület Viselkedésetkológiai Kutatócsoport, 4010 Debrecen, Egyetem tér 1.

²Magyar Tudományos Akadémia, Agrártudományi Kutatóközpont

Növényvédelmi Intézet, 1022 Budapest, Herman Ottó út 15.

E-mail: eniko.gyuris@gmail.com

Összefoglalás. Egy fajon belül az egyedek különböznek. Ez a vitathatatlan tény már ARISZTOTELÉSZ és DARWIN óta ismert, és egy ideig a kutatók teljesen elégedettek voltak ezzel a felismeréssel anélkül, hogy bármi további magyarázatra lett volna szükségük. Különböző viselkedések közötti korrelációkat már a '70-es évektől tesztelnek (HUNTINGFORD 1976), azonban az egyedi variancián alapuló kutatások, mely manapság a viselkedésetkológiai egyik központi kutatási témájává nőtte ki magát, csak az utóbbi 20 évben kezdődtek el. Habár állati személyiséggel kapcsolatos vizsgálatokat nagy számban főleg gerinces fajokon végeznek, az utóbbi években egyre több alacsonyabb rendű csoportokon végzett kutatás jelent meg, ezért jelen összefoglalóban célom átfogó képet adni az ízeltlábúakkal végzett kutatásokról. Az ízeltlábúakon végzett ilyen kutatások ökológiai szerepükön és metodológiai előnyükön túl is fontosak, hiszen segítségükkel a viselkedésben megjelenő egyedi különbségek szélesebb mintázatát érthetjük meg.

Kulcsszavak: állati személyiség, viselkedési szindróma, ízeltlábúak, evolúció, élet menet jellegek, egyedfejlődés

Személyiség és viselkedési szindróma

Számos tanulmány jelent meg a közelmúltban, melyek szerint állatoknál is mérhető személyiség, illetve viselkedési szindróma (pl. GOSLING 2001, DALL et al. 2004, SIH et al. 2004, SIH & BELL 2008). Ezt a két fogalmat a szakirodalom gyakran keveri, tévesen használja, ezért pontos értelmezésüket különösen fontosnak tartom. HERCZEG & GARAMSZEGI (2012) tanulmánya alapján a következőképpen definiálhatók: *Állati személyiségnek* nevezzük azokat az egyedi viselkedésbeli különbségeket, melyek kontextuson és időn keresztül is konzisztensek, azaz stabilak. A leggyakrabban vizsgált személyiségjellegek a bátorság, az aktivitás, a felfedezőképeség, az agresszivitás és a szociabilitás (RÉALE et al. 2007), – mely jellegeket egy adott kontextusba (azaz funkcionális viselkedési kategóriába, pl. táplálkozás, párzás, diszperzió) helyezve értelmezhetünk. *Viselkedési szindróma* alatt pedig legalább két személyiségjelleg között megjelenő rangsorrenden alapuló korrelációt értünk. Ez a korreláció megjelenhet egy adott viselkedési kontextuson belül (pl. ragadozó elleni védekezés, táplálkozás), vagy különböző kontextusok között (pl. táplálkozás és párválasztás, SIH

et al. 2004). A viselkedési szindróma a viselkedésről szélesebb körű betekintést ad, mely szerint a látszólag önálló viselkedések talán nem függetlenül alakultak ki, hanem „csomagként” (PRICE & LANGEN 1992, SIH et al. 2004). Ennek következtében a viselkedési jellegegyüttesből adott viselkedésre ható szelekció a többi viselkedésre is kifejti hatását (SIH & BELL 2008). Viselkedési szindrómára jó példa a texasi tücsöknél (*Gryllus integer*, KORTET & HEDRICK 2007) talált pozitív korreláció az aktivitás és az agresszió között, valamint szintén pozitív összefüggést találtak az észak-amerikai sivatagi füves pók (*Agelenopsis aperta*) esetében a territóriumvédelem és a táplálkozó viselkedés között (RIECHERT & HEDRICK 1993).

Az ízeltlábúak mint modelleszoport

Az ízeltlábúakhoz tartozik az ismert élőlényfajok több mint kétharmada. Tanulmányozásuk során lehetőség nyílik olyan viselkedési és életmenet jellegeket vizsgálni, melyek kifejezetten rájuk jellemzőek (pl. aszexuális szaporodás, metamorfózis, parazitizmus). Sokáig úgy gondolták, hogy a rovarok ún. „minirobotok”, melyek pusztán egy ingerre válaszolnak és azontúl nem mutatnak egyedi különbségeket a viselkedésükben (BREMBS 2013). Mindezek ellenére ma már beláthatóak az ízeltlábúak egyedi viselkedésének tanulmányozásával járó előnyök, melyek segítségével választ kaphatunk olyan kérdésekre, hogy miért léteznek egyedi viselkedésbeli különbségek egy adott fajon belül és mi tartja fent ezt a változatosságot (KRALJ-FISER & SCHUETT 2014). Melyek ezek a módszertani előnyök? A legtöbb ízeltlábúakhoz tartozó csoportot könnyű laboratóriumi körülmények között tartani és tenyészteni, hiszen kis helyen is elférnek (akár teljes kolóniák), és mivel a legtöbb fajnak rövid és gyors az életciklusa (a gerincesekhez képest) ezért lehetőségünk van az egyed teljes élettartamát megvizsgálni akár több generáción keresztül, valamint a legtöbb fajjal etikai engedélyek nélkül is végezhetünk kísérleteket.

Proximális és ultimális magyarázatok

A viselkedésben megjelenő egyedi különbségek okait és következményeit két szinten vizsgálhatjuk. Egyrészt vannak *proximális* mechanizmusok, mint például a gének, a genomok, a fiziológiai és környezeti faktorok, melyek felelősek lehetnek ezen különbségek kialakulásáért, és pontos ismeretük fontos, hogy megértsük a rájuk ható szelekciós erőket (VAN OERS & SINN 2011). Az egyes személyiségjellegek örökölhetőségének vizsgálata során azt találták, hogy pókoknál (*Anelosimus studiosus*) az agresszió (PRUITT & RIECHERT 2009), tintahalaknál (*Euprymna tasmanica*) az antipredátor viselkedés öröklődik (SINN et al. 2006), ugyanakkor a zöldborsó-levéltetű (*Acyrtosiphon pisum*) ugyanahhoz a klónhoz tartozó, genetikailag azonos egyedek kockázatvállaló viselkedésükben mutattak konzisztens egyedi különbségeket (SCHUETT et al. 2011). A sokat tanulmányozott ecetmuslicán (*Drosophila melanogaster*) az agresszió genetikai és neurobiológiai hátterét térképezték fel, azonban azt, hogy esetükben ez a jelleg valóban tekinthető-e személyiségjellegnek, még nem tesztelték (ZWARTS et al. 2012). A gének mellett a környezeti tényezők (pl. hőmérsék-

let, táplálék-ellátottság, predációs veszély) is hatással lehetnek az egyedek személyiségének alakulására, különösképpen a korai életszakaszban (GROOTHUIS & TRILLMICH 2011, STAMPS & GROOTHUIS 2010). TREMMEL & MÜLLER (2013) levélbogaraknál (*Phaedon cochleariae*) azt vizsgálta, hogy a fejlődés korai szakaszában kapott táplálékminőség hatásával van-e a bogarak bátorságára és aktivitására. Azok a bogarak, melyek egyedfejlődésük során rosszabb minőségű táplálékot kaptak, lassabban fejlődtek és kisebb lett a testtömegük, mint azoknak a rovaroknak, melyek jó minőségű táplálékot kaptak. Emellett a rosszabb minőségű táplálékkal etetett bogarak bátrabban viselkedtek, ezzel növelték a sikeres „táplálék-felderítési képességüket”, míg azok az egyedek melyek jó minőségű táplálékot kaptak, aktívabbak voltak. A bátorság megváltoztatása igen adaptív lehet a jövőbeli szaporodási érték maximalizálása érdekében, míg az aktivitás mértékét valószínűleg az energiafelvétel határozza meg.

A parazitoid darazsaknál (*Nasonia vitripennis*) jól lehet tanulmányozni, hogy hogyan befolyásolja az anyai hatás az utódok személyiségét: a nőstény darazsak képesek meghatározni az utódaik ivararányát az adott környezeti tényezőknek megfelelően (SHUKER & WEST 2004), mely ivararány az utódok terjedési viselkedésére van hatással. Az energiaháztartás, illetve anyagcsere szintén kulcsfontosságú tényező lehet a személyiség és az életmenet-stratégiák közötti kapcsolatban („élet-ritmus szindróma (POLs)”, RÉALE et al. 2010). A „gyors életstílusú” egyedekre jellemző a gyors metabolizmus, a gyors növekedési ráta, a korai szaporodás és a rövid élettartam, mindemellett nagy aktivitást és kockázatvállaló viselkedést mutatnak (ennek ellentéte jellemző a „lassú életstílusú” egyedekre). A predációs kockázat, mely kapcsolatban van a túléléssel és a stressz-válaszkésziséggel nem csak a viselkedési típustól, de az állatok metabolikus rátájától is függhet. Közöséges lisztbogárnál (*Tenebrio molitor*) azt találták (KRAMS et al. 2014), hogy a félnélőbb egyedek (azaz amelyek hamar és hosszabb ideig mozdulatlanul válnak egy veszélyes szituációban) nyugalmi metabolikus rátája is alacsonyabb, mint a bátor egyedeknek, mely jól összecseng a korábbi elméleti feltételezésekkel, miszerint a bátor és aktív viselkedés növeli az egyedek energiabeviteli rátáját (BIRO & STAMPS 2008, KORTET et al. 2010). BRIFFA et al. (2008) terepi és laboratóriumi vizsgálatok során remeterákoknál (*Pagurus bernhardus*) mutatták ki a viselkedésben megjelenő konzisztens, egyedek közötti különbségeket, valamint az egyeden belüli változatosságot („intra-individuális variabilitást”). Egy friss tanulmányuk (BRIDGER et al. 2015) során a fentebb bemutatott „élet-ritmus szindrómával (POLs)” ellentétes mintázatot kaptak: a bátor és kockázatvállaló helyett a kockázatkerülő remeterákok voltak a legproduktívabbak.

Ezekből a példákból látható, hogy igen sok faktor befolyásolhatja az egyedi viselkedésben megjelenő különbségeket. Az állati személyiségkutatás egyik izgalmas kérdése, hogy az egyed viselkedése élete során mely életszakaszokban marad stabil, és melyek azok a „fordulópontok”, ahol megváltoznak a konzisztens viselkedésbeli különbségek. Az élőlények egyedfejlődésük során jelentős morfológiai és hormonális változásokon mennek keresztül, ezért feltételezhetjük, hogy a különböző életszakaszokban más-más viselkedés lesz előnyös (SIH et al. 2004). Verőköltő bodobácsokon (*Pyrrhocoris apterus*) végzett kutatásaink során azt találtuk, hogy egy olyan fontos életszakasz-átmeneten keresztül, mely során a bodobács eléri a szexuális érettséget, a bátorság, az aktivitás és a felfedezőképeség mint személyiségjelleg stabil marad (GYURIS et al. 2012). Továbbá elmondható, hogy a viselkedés leginkább felnőtt korban marad konzisztens, melyet humán tanulmányok is alátámasz-

tanak, miszerint korral egyre kevésbé változik a személyiség (ROBERTS et al. 2001). Vizsgálataink során kiderült, hogy a bodobácsolárva aktívabbak és felfedezőbbek is, mint a felnőttek, mely különbségek magyarázhatók azzal is, hogy a különböző életszakaszokban az egyedek különböző kilátásokkal rendelkeznek (WOLF et al. 2007), azaz feltételezzük, hogy a lárvának az elsődleges célja a táplálkozás, míg a felnőtt egyedeknek a szaporodás (ROFF 2002). Vannak olyan rovarok, melyek egyedfejlődése során a lárv és a kifejlett egyed más-más élettérben, más-más életmódot folytat, például a vízben élő szitakötőlárva később repülő életmódot folytat a szárazföldön. Mivel ezen az átmeneten keresztül óriási morfológiai és hormonális változások következnek be, így feltételezhetjük, hogy a szelekció szétválaszthat korrelált személyiségjellegeket, különösképpen azokban az esetekben, ahol az egyed korai és felnőtt életszakaszában más-más környezet tényezőnek van kitéve (SIH et al. 2004). Egy szitakötőfajnál (*Lestes congener*) azt találták, hogy a lárvakori aktivitás és bátorság mértéke prediktálja a felnőttkori, vagyis a kifejlett szitakötő viselkedését (BRODIN 2009), ugyanakkor tücsköknél (*Gryllus integer*) kimutatták, hogy az ivarérettség előtti és utáni viselkedéssel stabilizáció ivarfüggő (HEDRICK & KORTET 2012). NIEMELÄ et al. (2012) a személyiség és életmenet-jellegek kapcsolatát vizsgálták egyedfejlődés során texasi tücsköknél (*Gryllus integer*). Rávilágítottak arra, hogy az immunrendszerbe való investálás és az egyed növekedési rátája, mint fontos életmenet-jellegek magyarázhatják az állati személyiség variabilitását. Azok az egyedek, melyek félnékebbek voltak juvenilis ként, erősebb immunrendszerrel rendelkeznek felnőttként, mint a bátor egyedek. Mindemellett a gyors növekedési rátával rendelkező egyedek kevesebbet investáltak az immunrendszerükbe, mint a lassan-növekedő fajtársaik, azaz a „gyors növekedés, korai halál” életmenet-stratégiát követtek.

Ultimális szinten arra a kérdésre keressük a választ, hogy ezen viselkedésselmi különbségek miért alakultak ki az evolúció során; miért maradnak stabilak ahelyett, hogy sokkal rugalmasabb viselkedések alakulnának ki, és egy populáción belül miért élnek együtt különböző személyiséggel rendelkező egyedek. Számos elméleti evolúciós modell fókuszál ezeknek a kérdéseknek a megválaszolására (BIRO & STAMPS 2010, SIH & BELL 2008, WOLF et al. 2007, WOLF & WEISSING 2010). Egy lehetséges magyarázat szerint az adaptív személyiségbeli változatosságot az „állapotban” megjelenő különbségekkel (pl. morfológiai, fiziológiai, kognitív) magyarázhatjuk (WOLF et al. 2013). Ezek a különbségek gyakran könnyen megfigyelhetők (pl. méretbeli különbség, nem, dominanciarang), míg más állapotok kevésbé látványosak (pl. stressz-válaszkészség, tapasztalat), viszont ha egy populációból kiemelünk két egyedet, akkor jó eséllyel megfigyelhetünk közöttük valamilyen különbséget, amely reprezentálja a változatosságot. Számos empirikus tanulmány azonban megmutatta, hogy nem minden esetben csak az állapotban megjelenő különbségeknek köszönhetően jelennek meg stabil, viselkedésben megmutatózó egyedi különbségek (pl. DINGEMANSE et al. 2007, BELL 2007). Ezen adaptív viselkedési változatosság kialakulásának másik kiváltó oka a frekvenciafüggő szelekció lehet. Egy jól ismert táplálkozási szituáció során, ahol vannak keresgélők és potyázók, egy egyed nyeresége attól függ, hogy a populációban milyen gyakorisággal fordul elő az adott stratégia. Minél több egyed folytat keresgélő stratégiát, annál kevésbé előnyös keresgélőnek lenni és ebben az esetben a szelekció a ritka fenotípusnak, azaz a potyázóknak kedvez (negatív gyakoriságfüggő szelekció, BARTA & GIRALDEAU 1998). A ritka fenotípus tehát ebben az esetben előnyben van, és ez azt eredményezi, hogy mindkét stratégia együtt fordul elő egy adott populációban, stabil

egyedi különbségeket kialakítva. Az adaptív viselkedésbeli változatosság kialakulásáért felelős lehet a térbeli és az időbeli változatosság is (WOLF et al. 2013). Mivel a környezeti feltételek térben és időben is folyamatosan változhatnak, ezért szituációtól függ, hogy az adott populáció hogyan reagál az adott helyzetre, és az egyedek hogyan alkalmazkodnak a megváltozott környezethez. DINGEMANSE et al. vizsgálata (2004) alátámasztja, hogy a bátor és a félénk egyedek együttélését segíti a környezet időbeli fluktuációja; hiszen a változó környezet egyszer a bátor egyedeket részesíti előnyben, míg máskor a félénkeket. A fentebb bemutatott példák mellett – melyek azt az elképzelést támogatják, hogy a természetes szelekció az egyensúly elérését részesíti előnyben – nem-egyensúlyi dinamikát is kialakíthatnak a különböző faktorok (pl. forráskompetíció: HUISMAN & WEISSING 1999; frekvenciafüggő szelekció: WEISSING 1991; szexuális szelekció: VAN DOORN & WEISSING 2006). Sok fajnál megfigyelhető a „kolonizációs” és „otthonülő” típus együtt élése (DUCKWORTH & BADYAEV 2007): vannak egyedek, akik kolonizálnak, míg mások, akik egyben jobb kompetítorok, otthon maradnak. A terjedők új területeket tudnak elfoglalni, viszont ez a tulajdonság hátrányos egy zsúfolt környezetben (DUCKWORTH & KUUK 2009), ezért e két stratégia aránya dinamikusan változik.

Euszociális rovarok személyisége

Az euszociális rovarok (pl. hangyák, termeszek, méhek) meglehetősen komplex rendszerben élnek, ahol két szinten történik a szerveződés: egyedi (dolgozók) és koloniális. Egy kolónia reprodukciós sikere attól függ, hogy mennyi királynőt tud létrehozni, melyek később új kolóniákat alapítanak, továbbvive a kolónia genetikai állományát, ezért a természetes szelekció a kolóniákra is hat, nem pedig csak az egyedekre. A dolgozóknak, akik meghatározott feladatokat látnak el, igen fontos szerepe van abban, hogy a kolónia számára elegendő forrás álljon rendelkezésre, és minél több királynőt tudjon felnevelni (HÖLDOBLER & WILSON 1990). Mind a dolgozókra, mind a kolóniákra jellemző lehet a stabil viselkedésbeli különbség, azaz a személyiség megléte. Lehetnek dolgozók például, akik a táplálékgyűjtés vagy az utódgondozás során szociálisabban viselkednek, mint a fajtársaik (több interakció jellemző rájuk társaikkal szemben), míg mások az adott feladatok ellátása során kevésbé keresik a többiek társaságát (PINTER-WOLMAN 2012). Ugyanez jelenhet meg az aktivitás mint személyiségtengely esetében is, tehát az aktívabb dolgozók minden feladat ellátása során konzisztensen aktívabban fognak viselkedni, mint az inaktívabbak. Emellett azonban a kasztokra jellemzően is kialakulhatnak konzisztens viselkedések: *Myrmica* hangyáknál azt találták, hogy a járőrök aktív, agresszív és bátor személyiséggel rendelkeznek, mely tulajdonságok rendkívül előnyösek lehetnek a kaszt feladatainak ellátása során, környezetük felderítésekor, táplálékkereséskor, illetve az ellenséges betolakodóval szembeni harc során (HÖLDOBLER & WILSON 1990). Ezzel szemben azokra a dolgozókra, akik feladata az utódnevelés volt, a kevésbé aktív, és kevésbé agresszív viselkedés volt jellemző, ugyanis a kolónián belül ezek a viselkedések nem lehetnek előnyösek, hiszen veszély esetén a kaszt elsődleges feladata az utódok (fiatal lárvák és peték) védelme és minél hamarabb biztonságba helyezése, mely során a túlzott agresszív viselkedés akár végzetes is lehetne (CHAPMAN et al. 2011).

Koloniális szinten is megfigyelhető stabil viselkedésbeli különbség, vagyis a „kolóniák személyiségét” úgy értelmezhetjük, hogy vannak kolóniák, melyeknek például több dolgozójuk tartózkodik a fészken kívül, míg más kolóniák egyedei a fészken belüli feladatokra fordítanak nagyobb energiákat. Azoknál a kolóniáknál, ahol több dolgozó tartózkodik a fészken kívül, több táplálékot tudnak összegyűjteni az egyedek, de ugyanakkor nagyobb az esély arra, hogy több dolgozó esik ragadozók áldozatául, mint azoknál a kolóniáknál, ahol pont az ellenkező minta figyelhető meg. Maggyűjtő hangyáknál (*Messor andrei*) azt találták, hogy a kolóniák konzisztensen különböznek abban, hogy milyen gyorsan viszik be a fészekbe a magokat, és ez összefügg azzal, hogy milyen gyorsan távolítják el a hulladékot a fészekből (PINTER-WOLLMANN et al. 2012). *Myrmica* hangyáknál megfigyelték, hogy koloniális szinten a szociabilitás korrelál a bátorsággal, azaz azon kolóniák egyedei, akik sok időt töltenek fajtársaik társaságában, az adott szituációban bátrabban is viselkedtek – így tehát mind egyedi, mind kaszt, illetve koloniális szinten is megjelennek a stabil viselkedésbeli különbségek (CHAPMAN et al. 2011).

Jövőbeni kitekintés

Mint a fentebbi példákban látható, az állati személyiség kutatás virágkorát éli. Annak el- lenére, hogy egyre többet tudunk arról, hogy a szelektív erők hogyan alakítják az állati személyiség evolúcióját, még mindig számos kérdés megválaszolására vár. Keveset tudunk például arról, hogy a viselkedési jellegek és azokat fenntartó mechanizmusok hogyan és miért maradnak fenn vagy módosulnak az evolúció során. Keveset tanulmányozott továbbá az egyedek közötti viselkedési variabilitás és annak szerepe egy adott populáción vagy ökológiai közösségen belül. A viselkedési típusok határozhatják meg azt, hogy az egyedek milyen kölcsönhatásban vannak a környezetükkel – ezért gyakran az egyed adott környezetéhez való sajátos (helyi) alkalmazkodása figyelhető meg. Ennek következtében a viselkedések közötti korrelációk is helyileg adaptálódhatnak. Vajon milyen faktorok befolyásolják ezt, és melyek azok a viselkedési korrelációk, amelyek előnyösebbek a többi korrelációval szemben különböző környezetben? További izgalmas kutatási terület, hogy vajon a személyiségben megjelenő különbségek hogyan hatnak a szociális struktúrára és az egyed csoportban betöltött szociális szerepére. Az ízeltlábúak diverz tulajdonságaikkal, biológiájukkal, életmenet stratégiájukkal, változatos szociális és szexuális viselkedésükkel segíthetnek e kérdések megválaszolásában.

Köszönetnyilvánítás. Köszönet illeti a két, anonim bíráló munkáját, kritikai észrevételeit, melyek javították a kézirat szerkezetét. A kutatás a TÁMOP 4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 Nemzeti Kiválóság Program című kiemelt projekt keretében zajlott. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.

Irodalomjegyzék

- BARTA, Z. & GIRALDEAU, L. A. (1998): The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: a phenotype-limited producing-scrounging game. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42(3): 217–223. <http://dx.doi.org/10.1007/s002650050433>
- BELL, A. M. (2007): Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274(1611): 755–761. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2006.0199>
- BIRO, P. A. & STAMPS, J. A. (2008): Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution* 23(7): 361–368.
- BIRO, P. A., & STAMPS, J. A. (2010): Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior? *Trends in Ecology & Evolution* 25(11): 653–659.
- BREMBS, B. (2013): Invertebrate behavior—actions or responses? *Frontiers in Neuroscience* 7: 221.
- BRIDGER, D., BONNER, S. J. & BRIFFA, M. (2015): Individual quality and personality: bolder males are less fecund in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282(1803): 20142492. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.2492>
- BRODIN, T. (2009): Behavioral syndrome over the boundaries of life—carryovers from larvae to adult damselfly. *Behavioral Ecology* 20(1): 30–37. <http://dx.doi.org/10.1093/beheco/arn111>
- CHAPMAN, B. B., THAIN, H., COUGHLIN, J. & HUGHES, W. O. (2011): Behavioural syndromes at multiple scales in *Myrmica* ants. *Animal Behaviour* 82(2): 391–397. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.05.019>
- DALL, S. R., HOUSTON, A. I. & MCNAMARA, J. M. (2004): The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology letters* 7(8): 734–739. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00618.x>
- DINGEMANSE, N. J., BOTH, C., DRENT, P. J. & TINBERGEN, J. M. (2004): Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society B* 271: 847–852. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2004.2680>
- DUCKWORTH, R. A. & BADIYAEV, A. V. (2007): Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceeding of the National Academy of Science USA* 104: 15017–15022. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0706174104>
- DUCKWORTH, R. A. & KRUUK, L. E. B. (2009): Evolution of genetic integration between dispersal and colonization ability in a bird. *Evolution* 63: 968–977. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00625.x>
- GOSLING, S. D. (2001): From mice to men: what can we learn about personality from animal research?. *Psychological bulletin* 127(1): 45. <http://dx.doi.org/10.1037/0033-2909.127.1.45>
- GROOTHUIS, T. G. & TRILLMICH, F. (2011): Unfolding personalities: the importance of studying ontogeny. *Developmental psychobiology* 53(6): 641–655. <http://dx.doi.org/10.1002/dev.20574>
- GYURIS, E., FERÓ, O. & BARTA, Z. (2012): Personality traits across ontogeny in firebugs, *Pyrrhocoris apterus*. *Animal Behaviour* 84(1): 103–109. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.04.014>
- HEDRICK, A. V. & KORTET, R. (2012): Sex differences in the repeatability of boldness over metamorphosis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66(3): 407–412. <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-011-1286-z>
- HERCZEG, G. & GARAMSZEGI, L. Z. (2012): Individual deviation from behavioural correlations: a simple approach to study the evolution of behavioural syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66(1): 161–169. <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-011-1291-2>
- HÖLLDOBLER, B., & WILSON, E. O. (1990): *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge, 732 pp.

- HUISMANN, J. & WEISSING, F. J. (1999): Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402: 407–410. <http://dx.doi.org/10.1038/46540>
- HUNTINGFORD, F. A. (1976): A comparison of the reaction of sticklebacks in different reproductive conditions towards conspecifics and predators. *Animal Behaviour* 24(3): 694–697. [http://dx.doi.org/10.1016/S0003-3472\(76\)80083-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0003-3472(76)80083-8)
- KORTET, R. & HEDRICK, A. N. N. (2007): A behavioural syndrome in the field cricket *Gryllus integer*: intrasexual aggression is correlated with activity in a novel environment. *Biological Journal of the Linnean Society* 91(3): 475–482. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00812.x>
- KORTET, R., HEDRICK, A. V. & VAINIKKA, A. (2010): Parasitism, predation and the evolution of animal personalities. *Ecology letters* 13(12): 1449–1458. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01536.x>
- KRALJ-FIŠER, S. & SCHUETT, W. (2014): Studying personality variation in invertebrates: why bother? *Animal Behaviour* 91: 41–52.
- KRAMS, I., KIVLENIECE, I., KUUSIK, A., KRAMA, T., FREEBERG, T. M., MÄND, R. & MÄND, M. (2014): High Repeatability of Anti-Predator Responses and Resting Metabolic Rate in a Beetle. *Journal of Insect Behavior* 27(1): 57–66. <http://dx.doi.org/10.1007/s10905-013-9408-2>
- NIEMELÄ, P. T., VAINIKKA, A., HEDRICK, A. V. & KORTET, R. (2012): Integrating behaviour with life history: boldness of the field cricket, *Gryllus integer*, during ontogeny. *Functional Ecology*, 26(2): 450–456. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01939.x>
- PINTER-WOLLMAN, N. (2012): Personality in social insects: how does worker personality determine colony personality. *Current Zoology* 58(4): 579–587.
- PINTER-WOLLMAN, N., GORDON, D. M. & HOLMES, S. (2012): Nest site and weather affect the personality of harvester ant colonies. *Behavioral Ecology* 23(5): 1022–1029. <http://dx.doi.org/10.1093/beheco/ars066>
- PRICE, T. & LANGEN, T. (1992): Evolution of correlated characters. *Trends in Ecology & Evolution* 7(9): 307–310. [http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90229-5](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(92)90229-5)
- PRUITT, J. N. & RIECHERT, S. E. (2009): Male mating preference is associated with risk of pre-copulatory cannibalism in a socially polymorphic spider. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63(11): 1573–1580. <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-009-0751-4>
- RÉALE, D., GARANT, D., HUMPHRIES, M. M., BERGERON, P., CAREAU, V. & MONTIGLIO, P. O. (2010): Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365(1560): 4051–4063. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>
- RÉALE, D., READER, S. M., SOL, D., MCDUGALL, P. T. & DINGEMANSE, N. J. (2007): Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews* 82(2): 291–318. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x>
- RIECHERT, S. E. & HEDRICK, A. V. (1993): A test for correlations among fitness-linked behavioural traits in the spider *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae). *Animal Behaviour* 46(4): 669–675. <http://dx.doi.org/10.1006/anbe.1993.1243>
- ROBERTS, B. W., CASPI, A. & MOFFITT, T. E. (2001): The kids are alright: growth and stability in personality development from adolescence to adulthood. *Journal of personality and social psychology* 81(4): 670. <http://dx.doi.org/10.1037/0022-3514.81.4.670>
- ROFF, D. A. (2002): *Life history evolution (Vol. 7)*. Sinauer Associates, Sunderland, 527 pp.
- SCHUETT, W., DALL, S. R., BAEUMER, J., KLOESENER, M. H., NAKAGAWA, S., BEINLICH, F. & EGGERS, T. (2011): Personality variation in a clonal insect: the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Developmental psychobiology* 53(6): 631–640. <http://dx.doi.org/10.1002/dev.20538>

- SHUKER, D. M. & WEST, S. A. (2004): Information constraints and the precision of adaptation: sex ratio manipulation in wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(28): 10363–10367. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0308034101>
- SIH, A. & BELL, A. M. (2008): Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. *Advances in the Study of Behavior* 38(8): 227–281. [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)00005-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-3454(08)00005-3)
- SIH, A., BELL, A. M., JOHNSON, J. C. & ZIEMBA, R. E. (2004): Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology* 79(3): 241–277. <http://dx.doi.org/10.1086/422893>
- SINN, D. L., APIOLAZA, L. A. & MOLTSCHANIWSKYJ, N. A. (2006): Heritability and fitness related consequences of squid personality traits. *Journal of evolutionary biology* 19(5): 1437–1447. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01136.x>
- STAMPS, J. & GROOTHUIS, T. G. (2010): The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews* 85(2): 301–325. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x>
- TREMME, M. & MÜLLER, C. (2013): Insect personality depends on environmental conditions. *Behavioral Ecology* 24(2): 386–392. <http://dx.doi.org/10.1093/beheco/ars175>
- VAN DOORN, G. S. & WEISSING, F. J. (2006): Sexual conflict and the evolution of female preferences for indicators of male quality. *American Naturalist* 168: 743–757. <http://dx.doi.org/10.1086/508634>
- VAN OERS, K. & SINN, D. L. (2011): Toward a basis for the phenotypic gambit: advances in the evolutionary genetics of animal personality. In: *From genes to animal behavior*. Springer, Japan, pp. 165–183. http://dx.doi.org/10.1007/978-4-431-53892-9_7
- WEISSING, F. J. (1991): Evolutionary stability and dynamic stability in a class of evolutionary normal form games. In: SELTEN, R. (ed.): *Evolution and Game Dynamics Vol 1 of Game Equilibrium Models*. Berlin: Springer-Verlag, pp. 29–97. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-02674-8_4
- WOLF, M. & WEISSING, F. J. (2010): An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365(1560): 3959–3968. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2010.0215>
- WOLF, M., VAN DOORN, G. S., LEIMAR, O. & WEISSING, F. J. (2007): Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447(7144): 581–584. <http://dx.doi.org/10.1038/nature05835>
- WOLF, M., VAN DOORN, G. S., LEIMAR, O. & WEISSING, F. J. (2013): The evolution of animal personalities. In: Carere, C. & Maestripieri, D. (eds): *Animal personalities: Behavior, physiology, and evolution*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 252–276. <http://dx.doi.org/10.7208/chicago/9780226922065.003.0010>
- ZWARTS, L., VERSTEVEN, M. & CALLAERTS, P. (2012): Genetics and neurobiology of aggression in *Drosophila*. *Fly* 6(1): 35. <http://dx.doi.org/10.4161/fly.19249>

Personality traits in arthropods

ENIKŐ GYURIS^{1,2}

¹MTA-DE “Lendület” Behavioural Ecology Research Group, Department of Evolutionary Zoology, University of Debrecen, H-4010 Debrecen, Hungary

²Lendület Evolutionary Ecology Research Group, Plant Protection Institute, Centre for Agricultural Research, Hungarian Academy of Sciences, H-1022 Budapest, Hungary
E-mail: *eniko.gyuris@gmail.com*

ÁLLATTANI KÖZLEMÉNYEK (2015) **100**(1–2): 101–110.

Abstract. Individuals within a species differ from each other. This unquestionable fact has been known since Aristotle and Darwin and researchers were completely satisfied with this recognition without the need of any further explanation. Correlations between different behaviours have been tested since '70s (HUNTINGFORD 1976), however, research based on individual variations, as a core issue of behavioural ecology nowadays, has just been carried out for the last 20 years. Although animal personality is studied mostly on Vertebrates, more and more research has been published on 'lower level of organisation' in the recent years, therefore the aim of this paper is to review the research carried out on Arthropods. Beyond their ecological and methodological benefits, investigations on Arthropods are also important, because with their help we can understand a wider pattern of individual differences in behaviour.

Keywords: animal personality, behavioural syndrome, Arthropods, evolution, life-history traits, ontogeny